

УДК 595.422.2:591

В. В. Барабанова, И. В. Пилецкая

НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА КЛЕЩА *VARROA JACOBSONI*

Индивидуальное развитие паразита медоносной пчелы — клеща *Varroa jacobsoni* Oudemans, 1904 в запечатанных ячейках сотов трутневого и пчелиного расплодов проходит при постоянном контакте с хозяином в особых условиях, отличающихся стабильностью термоигрорежима.

Онтогенез клеща включает несколько стадий: яйцо (эмбрионизированная протонимфа), две подвижные питающиеся нимфы (протонимфа и дейтонимфа) и две неподвижные непитающиеся стадии (просто- и дейтохризалис). Длительность всего развития, по данным разных авторов, составляет у самок от 6,5 до 8 сут, у самцов от 5,5 до 7 сут (Сальченко, 1972; Ланге и др., 1976; Ifantidis, 1983; Пилецкая, 1988 и др.). Процесс онтогенеза клеща предполагает постепенные изменения различных физиологических показателей, обусловленные ростом и развитием особей во взаимосвязи с закономерными изменениями в организме пчелы. Так как подобные исследования ранее не проводились, мы поставили перед собой задачу определить изменения массы тела, содержания в нем воды, сухого вещества, гликогена и липидов в процессе развития клеща.

Материал и методы. Исследования проводили на экспериментальной пасеке Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР в 1985—1987 гг. Материалом служили все стадии развития клеща *V. jacobsoni*, собранные из ячеек трутневого расплода. Известно (Муравская, 1982; Пилецкая, 1982), что развитие паразита и хозяина в печатных ячейках строго синхронизировано. Это облегчило отбор материала, при котором по морфологическим и цветовым характеристикам развития расплода можно было находить определенные стадии развития клеща. Кроме того, для получения однородного материала в семье выращивали одновозрастный трутневый расплод, зараженный клещом, из которого проводили последовательный отбор по полу всех стадий паразита, начиная с эмбрионизированных протонимф. Согласно нашим данным (Акимов и др., 1986), гаплоидные (самцовые) яйца составляют свыше 80 % среди отложенных первыми жизнеспособных яиц и меньше 8 % — среди отложенных вторыми. В связи с этим мы считали отложенные первыми яйца и вылупившихся из них протонимф самцовыми, а последующие — самочными. В дальнейшем, используя закономерности синхронности развития расплода хозяина и *V. jacobsoni*, отбирали последующие неполовозрелые стадии, которые в более старшем возрасте отличались по размерам и морфологически, а также молодых дочерних самок и самцов.

Массу клещей определяли взвешиванием на микроаналитических весах ВЛМ-20 М 10—20 живых и высушенных до постоянно сухой массы особей. Высушенный материал затем использовали для определения липидов модифицированным методом определения липидов в сыворотке крови (Хлевной, 1971) и гликогена модифицированным методом Кемпа (Kemp et al. 1954). Количество исследованных веществ выражали в микрограммах на миллиграмм живой массы. Результаты анализов обрабатывали статистически (Рокицкий, 1961).

Результаты и обсуждение. Измерение массы тела у неполовозрелых стадий развития клеща *V. jacobsoni* показало последовательное ее увеличение по мере роста особи и перехода клеща от стадии к стадии. Масса первых яиц была минимальной, а последующие яйца были, как правило, крупнее. У нимф разного возраста и пола масса тела увеличивалась неодинаково. В частности, у протонимф прирост массы был в 1,5 раза меньше, чем у дейтонимф. У неподвижных прото- и дейтохризалид снижения массы тела не отмечалось. Напротив, у дейтохризалид обоего пола была максимальная масса тела. При линьке во взрослых особей масса тела снижалась: у самок на 26,2 и у самцов на 18,2 %. В целом за весь период развития клеща масса его женских особей увеличилась в 6,2 раза, а мужских в 2,7 раза (табл. 1).

Таблица 1. Возрастные изменения массы тела и содержания воды у клеща *V. jacobsoni*

Фазы развития	Средняя масса 10 особей, мг		Содержание воды, % живой массы
	живая	сухая	
Яйцо-личинка			
самки	$0,73 \pm 0,045$	$0,095 \pm 0,0089$	$86,9 \pm 0,26$
самцы	$0,58 \pm 0,026$	$0,10 \pm 0,041$	$82,2 \pm 1,78$
Протонимфы			
самки	$0,84 \pm 0,030$	$0,14 \pm 0,015$	$84,4 \pm 1,22$
самцы	$0,43 \pm 0,019$	$0,095 \pm 0,0034$	$80,4 \pm 1,24$
Протонимфы хризалиды			
самки	$1,79 \pm 0,025$	$0,21 \pm 0,012$	$87,8 \pm 0,65$
самцы	$0,85 \pm 0,025$	$0,13 \pm 0,014$	$85,9 \pm 1,31$
Дейтонимфы			
самки	$4,06 \pm 0,370$	$0,59 \pm 0,042$	$85,3 \pm 0,54$
самцы	$1,26 \pm 0,067$	$0,22 \pm 0,012$	$82,2 \pm 0,43$
Дейтонимфы хризалиды			
самки	$6,10 \pm 0,139$	$0,85 \pm 0,021$	$86,2 \pm 0,24$
самцы	$1,71 \pm 0,098$	$0,26 \pm 0,015$	$84,7 \pm 0,96$
самки	$4,50 \pm 0,120$	$0,75 \pm 0,055$	$82,5 \pm 0,70$
самцы	$1,56 \pm 0,037$	$0,28 \pm 0,018$	$82,0 \pm 1,43$

Содержание сухого вещества также увеличивалось в теле ювенильных стадий клеща по мере роста особей обоего пола. У женских и мужских протонимф содержание сухого вещества было почти одинаковым, а к стадии дейтонимфы различия между полами возросли в 2,6 раза (табл. 1).

Содержание воды в теле клеща на протяжении его развития, в том числе у молодых самцов и самок, колеблется в пределах 80,4—87,8 %. При этом женские прото- и дейтонимфы содержат воды соответственно на 4,2 и 3,1 % больше, чем мужские. На фазе хризалиды (особенно хорошо это прослеживается у протохризалиды) содержание воды в теле клеща повышается. При линьке женских дейтохризалид во взрослых самок содержание воды достоверно снижается почти на 4 %, в то время как у взрослых самцов и их дейтохризалид различия в содержании воды недостоверны (табл. 1).

Определение содержания гликогена и липидов в теле развивающихся клещей, разделенных по полу, показало (табл. 2), что их энерги-

Таблица 2. Возрастные изменения содержания гликогена и липидов в теле клеща *V. jacobsoni*

Фазы развития	Содержание в мкг на мг живой массы	
	гликогена	липидов
Яйцо	$24,6 \pm 2,21$	$156,9 \pm 10,85$
Протонимфы		
самки	$24,0 \pm 4,10$	$30,6 \pm 1,50$
самцы	$20,0 \pm 6,40$	$59,0 \pm 8,60$
Протонимфы хризалиды		
самки	$9,0 \pm 2,10$	$11,0 \pm 1,30$
самцы	$6,0 \pm 1,70$	$42,1 \pm 6,33$
Дейтонимфы		
самки	$5,0 \pm 0,80$	$25,0 \pm 2,20$
самцы	$6,0 \pm 0,71$	$33,1 \pm 12,21$
Дейтонимфы хризалиды		
самки	$4,3 \pm 0,64$	$14,7 \pm 1,40$
самцы	$5,6 \pm 1,20$	$26,2 \pm 5,81$
самки	$2,3 \pm 0,11$	$16,5 \pm 1,30$
самцы	$5,9 \pm 0,49$	$29,0 \pm 4,80$

ческие резервы представлены преимущественно липидами, а гликоген составляет в среднем шестую часть содержания липидов. Максимальное количество резервных веществ в пересчете на живую массу содержится в яйце. К концу стадии протонимфы у особей обоего пола содержание липидов значительно снижается, а у протохризалид значительно снижается также количество гликогена. Со стадии дейтонимфы содержание гликогена у особей обоего пола существенно не изменяется; достоверно не изменяется количество липидов у мужских особей. В отличие от мужских у женских питающихся дейтонимф количество липидов достоверно выше, чем у непитающихся хризалид и молодых, еще не приступивших к питанию самок.

Таким образом, проводимые нами физиологические и биохимические исследования в онтогенезе клеща *V. jacobsoni* позволили выявить постепенное неравномерное в различных возрастах увеличение массы тела, высокое содержание воды в теле и снижение до определенного уровня энергетических веществ.

Масса тела клеща увеличивается в основном за счет увеличения количества белков, так как преимущественно белковый обмен лежит в основе пластических и ростовых процессов, протекающих в организме. Прирост значительного количества энергетических веществ в период максимального прироста массы не отмечается. Поступление белка в организм возможно только из пищи.

Гемолимфа предкуколки и особенно куколки расплодов пчелы, которой питаются клещи в период развития, содержит до 10 % белка (Барабанова, 1986). Поэтому нимфальные стадии клеща, несмотря на относительно непродолжительный период питания, получают достаточное количество белка.

Для эмбрионизированной личинки и протонимфы клеща характерно содержание относительно большого количества желткового материала, который, как известно, богат энергетическими веществами. В связи с этим у протонимф обоего пола отмечается высокое содержание этих веществ. Однако на начальных этапах онтогенеза у клеща завершается органогенез, требующий больших затрат энергетического и пластического материала, поэтому к концу стадии протонимфы количество запасных питательных веществ значительно снижается. В дальнейшем уровень энергетических веществ в теле развивающихся особей клеща остается более или менее постоянным, чему способствует постоянный контакт паразита с пищей, богатой питательными веществами.

На протяжении всего онтогенеза клеща содержание воды в его теле остается высоким. Этому может благоприятствовать стабильность термогигрорежима в области расплода, в котором происходит развитие клеща, и слабая хитинизация покровов его ювенильных стадий. С возрастом и по мере хитинизации покровов самки содержание воды в ее теле снижается на 15—20 % (Барабанова, Пилецкая, 1987).

В процессе онтогенетического развития клеща выявлены также половые различия в изменениях исследованных физиологических показателей, проявляющиеся в том, что женские особи к концу развития имеют в 3 раза большую массу тела и на 3,7 % больше воды, чем мужские. Однако содержание резервных веществ в теле самцов несколько выше, чем в теле самок и остается таковым до завершения онтогенеза. Более интенсивное увеличение массы тела у развивающихся женских особей может быть связано с более длительным периодом их развития, с более высокой активностью белкового метаболизма, о котором свидетельствует в 2,5 раза большая активность протеолитических ферментов у самок (Барабанова, 1984). Кроме того, у самок происходит периодическое снижение количества резервных веществ у непитающихся хризалид и повышение их при возобновлении питания, но расход этих веществ не большой, поскольку у клеща нет метаморфоза. У самцовых особей эти различия не выявляются. Показатели дыхательного обмена самок и сам-

цов говорят о низкой интенсивности дыхания у последних (Петрова и др., 1982).

Перечисленные физиологические различия между самками и самцами предопределяются их ролью в воспроизводстве вида, а следовательно, и продолжительностью жизни. Взрослые самки в летний период живут до двух месяцев и несколько раз воспроизводят потомство, а самцы вскоре после оплодотворения самки погибают, практически не выходя из ячейки. Поскольку во взрослом состоянии они не питаются, то в процессе развития более экономно расходуют резервные вещества, которых им должно хватить до завершения функции оплодотворения.

Следовательно, на изменение исследованных физиологических показателей у преимагинальных стадий развития клеща *V. jacobsoni* существенно влияют паразитизм клеща на расплоде пчелы, гемолимфа которого богата питательными веществами в легкодоступной форме, а также особые условия в запечатанной ячейке расплода и кратковременность жизни самца.

- Акимов И. А., Пилецкая И. В., Залозная Л. М. Хромосомный состав и смертность яиц клеща Варроа // Пчеловодство.— 1986.— № 7.— С. 15—16.
- Барабанова В. В. Изменчивость активности пищеварительных ферментов клещей *Varroa jacobsoni* в онтогенезе // Вестн. зоологии.— 1984.— № 4.— С. 76—79.
- Барабанова В. В. Активность пищеварения самок Варроа в зависимости от питания на трутневом и пчелином расплоде // Пчеловодство.— 1986.— Вып. 17.— С. 49—52.
- Барабанова В. В., Пилецкая И. В. Сезонные изменения массы тела и содержания воды у самок клеща *Varroa jacobsoni* // Докл. АН УССР.— 1987.— 8.— С. 58—60.
- Ланге А. Б., Нацкий К. В., Тацкий В. М. Клещ варроа и разработка средств борьбы с ним // Пчеловодство.— 1976.— № 3.— С. 16—20.
- Муравская А. И. Оценка репродуктивной способности самок *Varroa* // Ветеринария.— 1982.— № 2.— С. 49—54.
- Петрова А. Д., Бызова Ю. Б., Тацкий В. М., Емельянова О. Ю. Траты на обмен клеща *Varroa jacobsoni* Oudemans, 1904 (Mesostigmata, Varroidae) — эктопаразита медоносной пчелы // Докл. АН СССР.— 1982.— 262, № 2.— С. 499—502.
- Пилецкая И. В. Клещ Варроа в печатном расплоде // Пчеловодство.— 1982.— № 4.— С. 17.
- Пилецкая И. В. Развитие клеща Варроа при различных температурах // Там же.— 1988.— № 5.— С. 15.
- Рокицкий П. Ф. Основы вариационной статистики для биологов.— Минск: Белгосуниверситет, 1961.— 221 с.
- Сальченко В. Л. Гамазовый клещ — *Varroa jacobsoni* (Oudemans, 1904) — паразит медоносной пчелы на Дальнем Востоке и изыскание эффективных средств борьбы с ним: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1972.— 22 с.
- Хлевной А. К. К методике определения липидов в сыворотке крови // Сб. науч. тр. Одесск. сельхоз. ин-та.— 1971.— 19.— Вып. 5.— С. 88—90.
- Ifantidis M. D. Ontogenesis of the mite *Varroa jacobsoni* in worker and drone honeybee broode cells // J. Apicult. Res.— 1983.— 22, N 3.— P. 200—206.
- Kemp A. J. M., Kits van Heyniger J. M. A colorimetric micromethod for the determination of glycogen in tissue // Biochem. J.— 1954.— 56, N 4.— P. 646—648.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 30.07.87